ACTA ZOOL. CRACOV. | 31 | 22 | 581—590 | KRAKÓW, 30. VI. 1988

Festschrift for Marian Młynarski

J. P. Gasc, S. Renous, J. Lescure

# Le mouvement des membres au cours du comportement de nidification chez la Tortue Luth (*Dermochelys coriacea*). Etude préliminaire à la connaissance du répertoire moteur des tortues marines

[With 4 text-figs]

**Ruchy kończyn w procesie lęgowym żółwia skórzastego (*Dermochelys coriacea*)**

Abstract. The locomotor behaviour of *Dermochelys coriacea* when the females land on beaches for nesting involves the same kind of limb movements as during swimming. The pattern of coordination shows a simultaneous action of the fore limbs, then of the hind limbs. The pattern is very different for digging the nest and sweeping the nesting area. For the digging of the nest each hind limb moves alternatively in a rather complex way using the proximo-distal addition of the degrees of freedom of the articulations of the appendage, the paddle acting as a type of helicoid spade, drilling, then removing the sand outside the hole. For the sweeping of the area, the hind limbs form a single transversal system, one being protracted when the other is retracted, helped by the rotation of the girdle around a vertical axis. Those peculiarities are associated to some morphological features of the Leatherback Turtle, for instance the lack of rigid link between the vertebral column and the ilia as well as with the pseudo shell. This work is based upon observations and analysis of cinemovies taken in French Guiana.

## I. INTRODUCTION

Parmi les Chéloniens actuels, la tortue luth (*Dermochelys coriacea*) est la plus grande et celle qui présente le plus de caractères hautement spécialisés en relation avec une vie en plein océan. Aux membres antérieurs, l'avant-bras et la main extrèmement allongée, sont enfermés dans une rame dont le bord tranchant est à peine déformé par l'extrémité des phalanges.

Aux membres postérieurs, le pied est totalement inclus dans une palette beaucoup plus courte, constituée par les métatarsiens et les phalanges. Elle peut se déployer en éventail ou se replier, les rayons s'alignant côte à côte.

La femelle revient périodiquement sur des plages sablonneuses pour pondre dans un nid creusé par ses membres postérieurs. Ce travail préliminaire concerne la description des phases de creusement du nid, pour les replacer dans le répertoire des mouvements locomoteurs.

## II. MATERIEL ET METHODES

Nous avons procédé à l'analyse image par image de documents cinématographiques super 8, à la cadence de 24 i/s. caméra Beulieu, et de photographies

prises sur les sites de ponte de la région de Mana en Guyane française (les Hattes, Awara) de 1977 à 1985. L'examen de squelettes complets dans les collections du Laboratoire d'Anatomie comparée et de Zoologie: Reptiles et Amphibiens du Muséum, nous a aidé pour l'interprétation du mouvement.

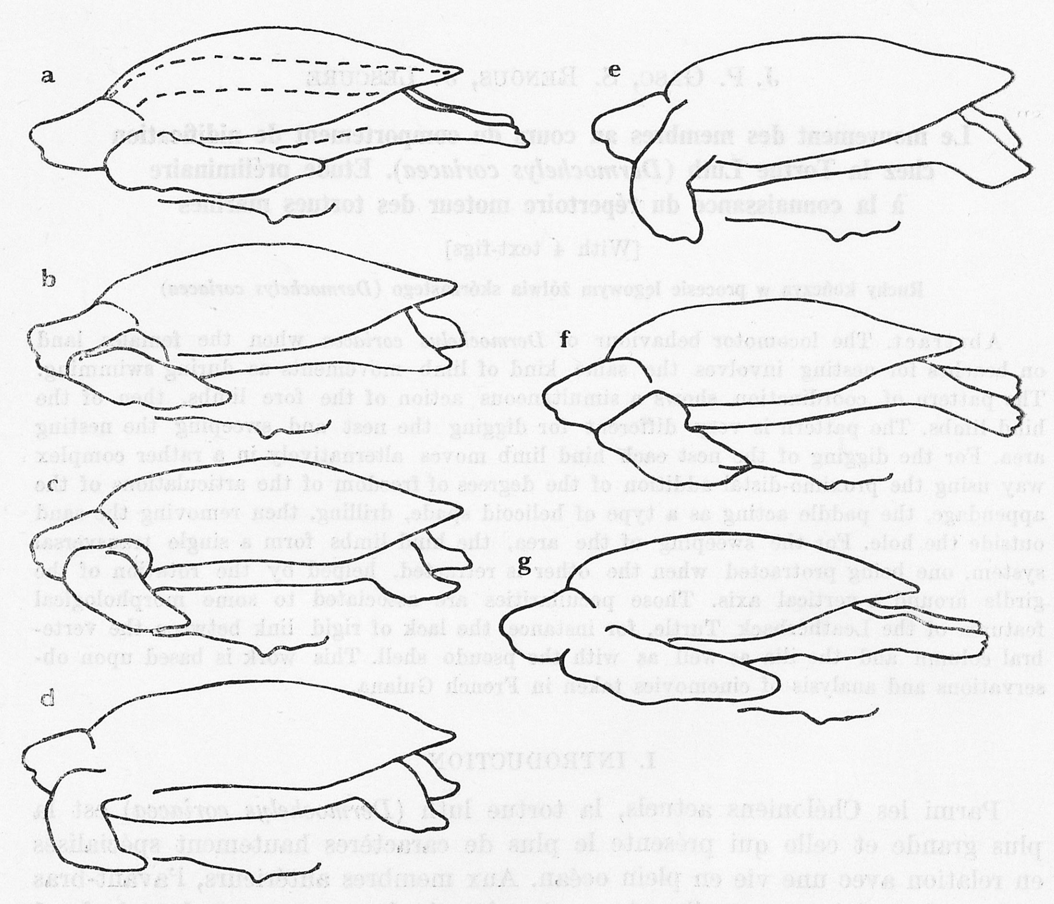



Fig. 1. Remontée de la plage par la femelle adulte: séquence de mouvement. a, b, c, d, e, f, g (a = g) — les différentes étapes du mouvement global; b à d — prise d'appui des palettes postérieures facilitant la protraction des rames antérieures; d à f — traction exercée par les membres antérieurs

## III. RESULTATS

### Locomotion terrestre de l'adulte

L'observation de la montée sur la plage de la femelle venant y pondre (Fig. 1) permet de dégager les caractéristiques suivantes:

L'allure comprend une alternance de mouvements des membres antérieurs et des membres postérieurs, chaque couple étant synchrone. Au cours

de l'appui des 2 membres postérieurs, les membres antérieurs sont portés vers l'avant, puis s'arqueboutent sur la palette qui est redressée. A partir de cette position d'appui antérieur, l'animal bascule sous une poussée finale des postérieurs, et les palettes sont alors rétractees, assurant le glissement vers l'avant de l'ensemble du corps sur le sable. A aucun moment les membres quittent le contact aves le sol, il n'y a pas de levé véritable. Les membres antérieurs se traînent activement et les membres postérieurs sont traînés passivement sur le sol.

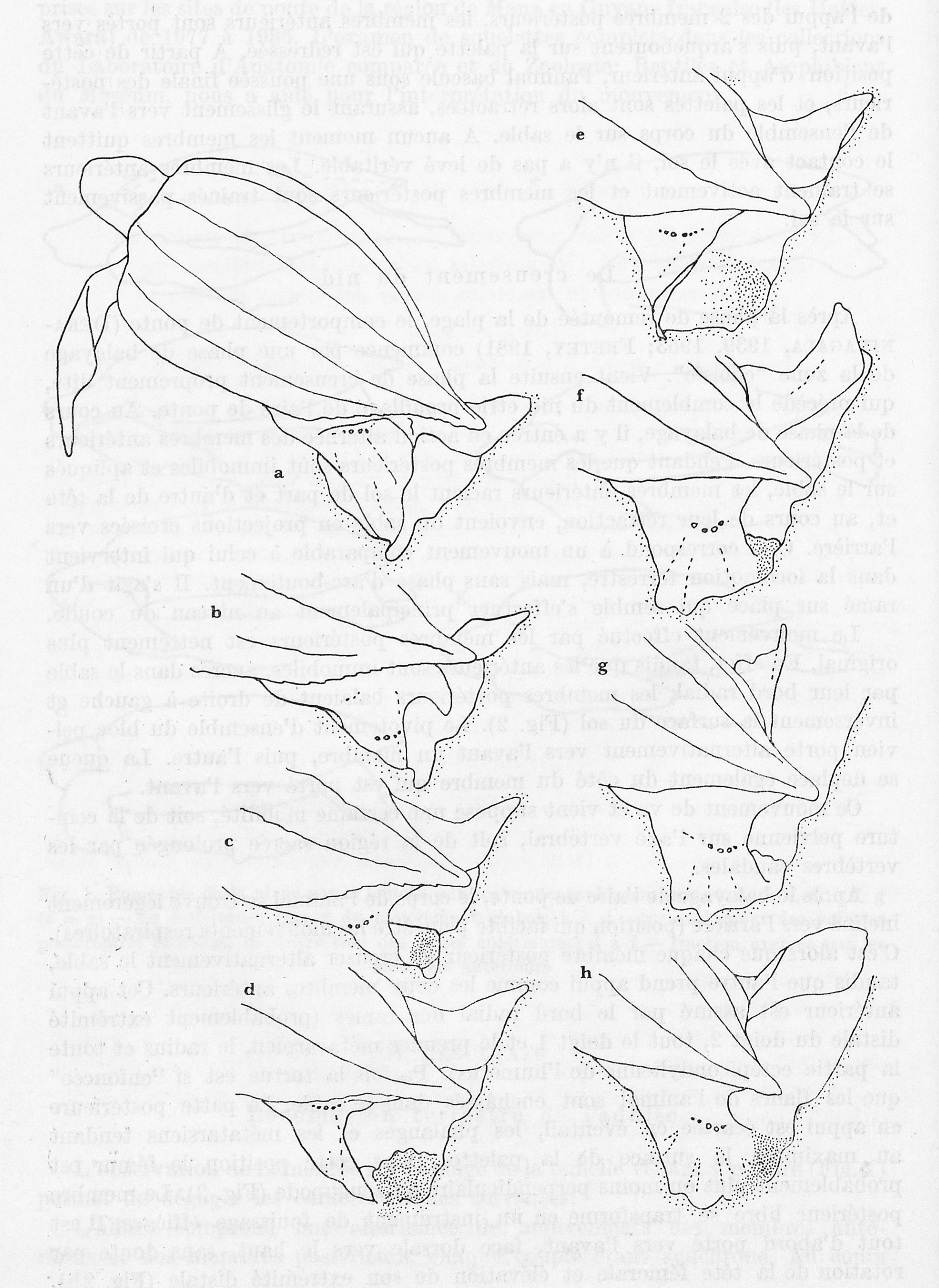
## Le creusement du nid

Après la phase de remontée de la plage, le comportement de ponte (Deraniyagala, 1939, 1953; Fretey, 1981) commence par une phase de balayage de la zone "choisie". Vient ensuite la phase de creusement proprement dite, qui précède le comblement du nid et le brouillage de l'aire de ponte. Au cours de la phase de balayage, il y a entrée en action alternée des membres antérieurs et postérieurs. Pendant que les membres postérieurs sont immobiles et apliqués sur le sable, les membres antérieurs raclent le sol de part et d'autre de la tête et, au cours de leur rétraction, envoient du sable en projections croisées vers l'arrière. Ceci correspond à un mouvement comparable à celui qui intervient dans la locomotion terrestre, mais sans phase d'arc-boutement. Il s'agit d'un ramé sur place qui semble s'effectuer principalement au niveau du coude.

Le mouvement effectué par les membres postérieurs est nettement plus original. En effet, tandis que les antérieurs sont immobiles, ancrés dans le sable par leur bord radial, les membres postérieurs balaient de droite à gauche et inversement la surface du sol (Fig. 2). Le pivotement d'ensemble du bloc pelvien porte alternativement vers l'avant un membre, puis l'autre. La queue se déplace également du côté du membre qui est porté vers l'avant.

Ce mouvement de va et vient suppose une certaine mobilité, soit de la ceinture pelvienne sur l'axe vertébral, soit de la région sacrée prolongée par les vertèbres caudales.

Après le balayage de l'aire de ponte, le corps de l'animal se trouve légèrement incliné vers l'arrière (position qui facilite peut-être les mouvements respiratoires). C'est alors que chaque membre postérieur va creuser alternativement le sable, tandis que l'autre prend appui comme les deux membres antérieurs. Cet appui antérieur est assuré par le bord radial des rames (probablement extrémité distale du doigt 2, tout le doigt 1 et le premier métacarpien, le radius et toute la partie ectépicondylienne de l'humérus). Parfois la tortue est si "enfoncée" que les flancs de l'animal sont enchâssés dans le sable. La patte postérieure en appui est écartée en éventail, les phalanges et les métatarsiens tendant au maximum la surface de la palette. Dans cette position le fémur est probablement plus ou moins perpendiculaire au zeugopode (Fig. 2). Le membre postérieur libre se transforme en un instrument de fouissage efficace. Il est tout d'abord porté vers l'avant, face dorsale vers le haut, sans doute par rotation de la tête fémorale et élévation de son extrémité distale (Fig. 2h).


a
b
c
d
e
f
g
h

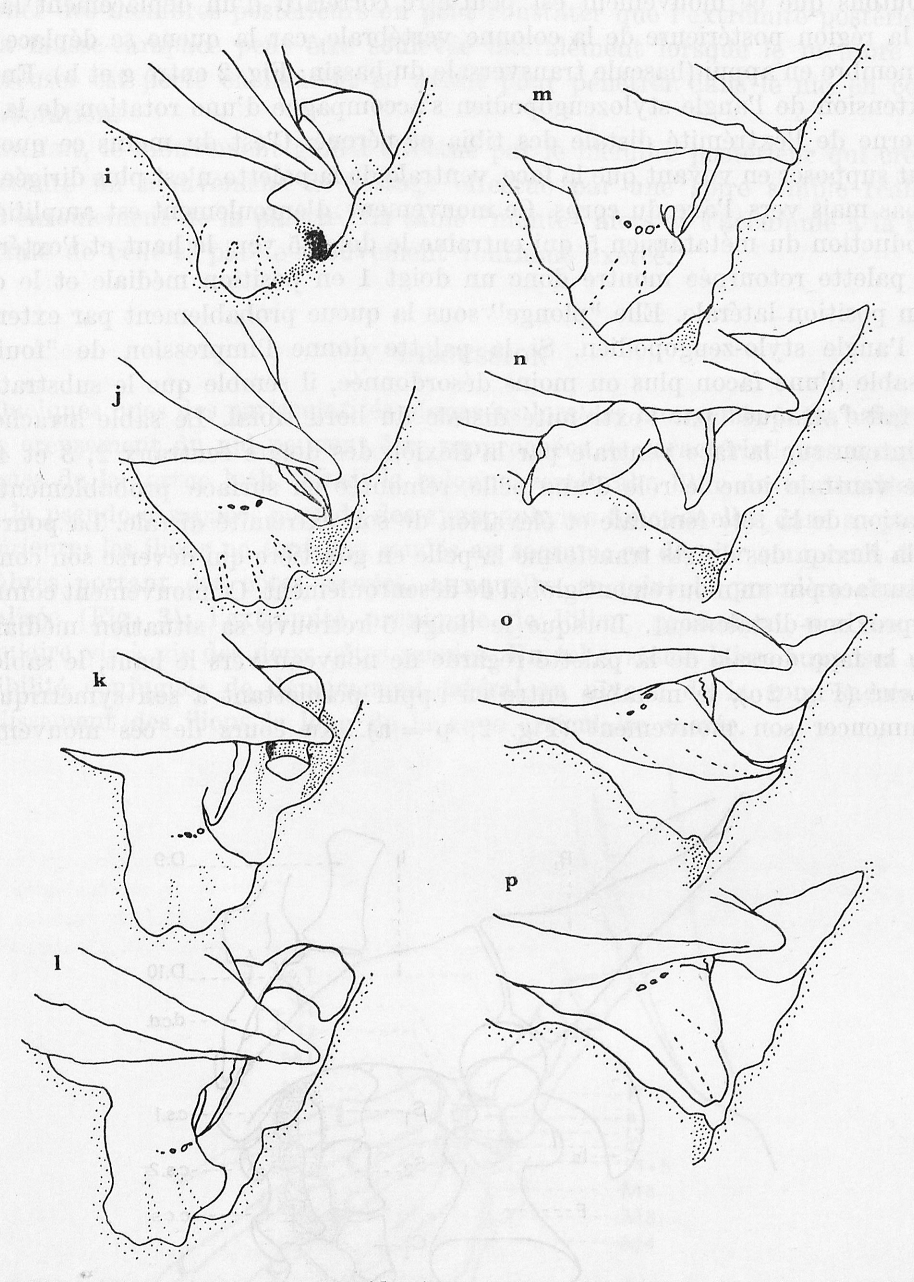



Fig. 2. Mécanisme de creusement du nid: séquence de mouvement. a, b, c, d, e, f, g, h, i, j, k, l, m, n, o, p (p = a) — les différentes étapes du mouvement. a — positionnement de la palette gauche; c et d — creusement-déblaiement; e — rejet dédinitif du sable; f — prise d'appui; g, h, i — positionnement de la palette droite; j, k, l — creusement-déblaiement; m — prise d'appui de la palette droite; m, n, o, p (p = a) — positionnement de la palette gauche

Ajoutons que ce mouvement est peut-être corrélatif d'un déplacement latéral de la région postérieure de la colonne vertébrale, car la quene se déplace vers le membre en appui (bascule transversale du bassin; Fig. 2 entre g et h). Ensuite l'extension de l'angle stylozeugopodien s'accompagne d'une rotation de la face externe de l'extrémité distale des tibia et péroné. C'est du moins ce que l'on peut supposer en voyant que la face ventrale de la palette n'est plus dirigée vers le bas mais vers l'axe du corps. Ce mouvement d'enroulement est amplifié par l'abduction du métatarsien 5 qui entraîne le doigt 5 vers le haut et l'extérieur. La palette retournée montre donc un doigt 1 en position médiale et le doigt 5 en position latérale. Elle "plonge" sous la queue probablement par extension de l'angle stylo-zeugopodien. Si la palette donne l'impression de "fouiller" le sable d'une facon plus ou moins désordonnée, il semble que le substrat soit en fait "attaqué" par l'extrémité distale du bord tibial. Le sable arraché est maintenu sur la face ventrale par la flexion des doigts centraux 2, 3 et 4. La face ventrale joue le rôle d'une pelle remontée en surface probablement par rotation de la tête fémorale et élévation de son extrémité distale. La poursuite de la flexion des doigts transforme la pelle en gouttière qui déverse son contenu en surface par un mouvement global de désenroulement. Ce mouvement commence proximo-distalement. Lorsque le doigt 5 retrouve sa situation médiale et que la face dorsale de la palette regarde de nouveau vers le haut, le sable est évacué (Fig. 2o), le membre entre en appui permettant à son symétrique de commencer son mouvement (Fig. 2, p = a). Au cours de ces mouvements

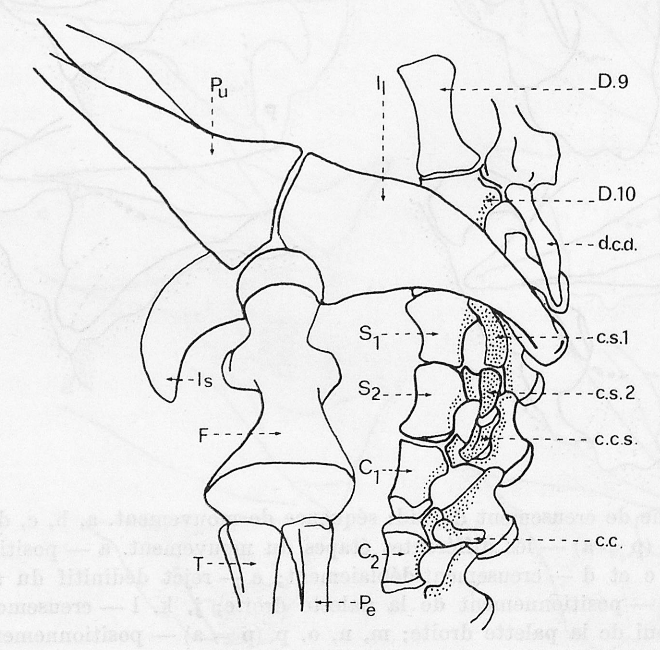



Fig. 3. Vue latéro-externe de la région sacrée. $C_1$ et $C_2$ — première côte sacrée; $C.S_2$ — deuxième côte sacrée; D.9 et D.10 — dernière et avant-dernière vertèbres dorsals; d.c.d. — dernière côté dorsale; F. — fémur; Il. — ilion; Is. — ischion; Pe. — péroné; Pu — pubis; T — tibia

alternés des membres postérieurs on peut constater que l'extrémité postérieure de la fausse-carapace peut être soulevée latéralement lorsque le membre qui va creuser est porté en haut et en avant pour pénétrer dans le nid en cours d'élaboration.

En fait, le mouvement global effectué par le membre postérieur qui creuse représente un mouvement de vissage effectué par une spire simple réalisée par l'enroulement de la palette. La sable "monte" alors et s'accumule à la face ventrale de celle-ci par le mouvement tournant exercé.

## IV. DISCUSSION

Quelques unes des particularités observées lors des mouvements de balayage et de creusement du nid peuvent être rapprochées de caractéristiques morphologiques de la tortue luth. Ainsi: la colonne vertébrale, libre de toute attache avec la pseudo-carapace, possède des zygapophyses fonctionelles dans sa partie postérieure; les ilions ne sont pas soudés au sacrum; ce dernier comprend deux vertèbres portant des côtes sacrées, auxquelles se joint la première caudale sacralisée (Fig. 3); l'extrémité proximale de l'ilion, présentant une facette articulaire vis à vis des deux côtes sacrées. Un tel système laisse supposer une possibilité conjuguée de déplacement latéral au niveau de la zone sacrée et de glissement des ilions le long de la zone articulaire sacrée.

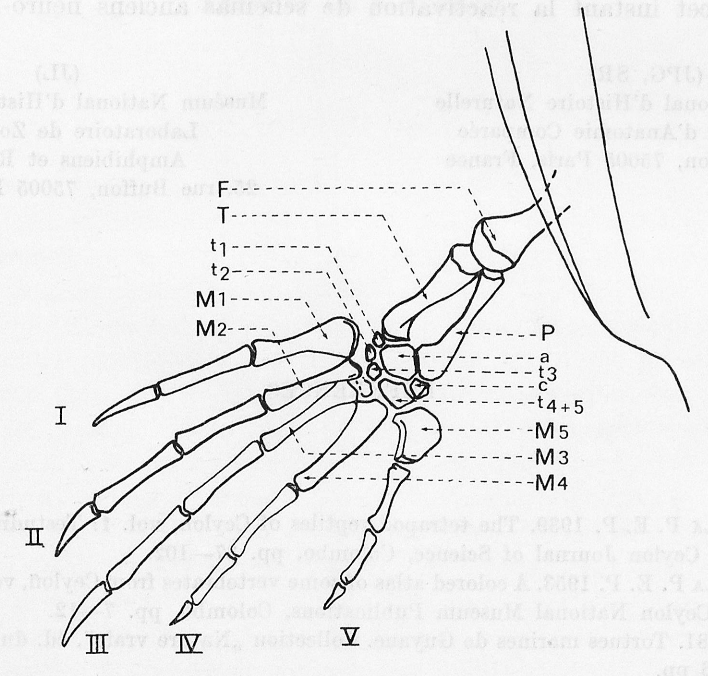



Fig. 4. Vue dorsale des os de la palette postérieure. a — astragale; c — calcanéum; F — fémur; M1, M2, M3, M4, M5 — métatarsiens 1 à 5; p. — péroné; T — tibia; t1, t2, t3, t4 = 5 — tarsiens; I, II, III, IV, V — doigts 1 à 5

En outre, le fémur est court (Fig. 4), avec une tête articulaire située pratiquement dans l'axe de la diaphyse, et dont la surface sphérique permet une grande liberté de mouvement. Les articulations du genou et des niveaux successifs plus distaux paraissent par contre plus limitées aux mouvements de flexion-extension. Le développement des extrémités proximales des métatarsiens et leur correspondance articulaire avec la série des tarsiens entraînent une certaine mobilité individuelle de chacun des doigts et tout particulièrement du 5.

Les mouvements latéraux de va et vient des membres postérieurs résulteraient de la conjugaison des capacités de flexion de la colone vertébrale et du glissement de la jonction ilio-sacrée lâche.

Lors du creusement, le souplesse révélée par le mouvement de vis de la palette est permise probablement, d'une part par la grande liberté de la tête fémorale, d'autre part par la possibilité de moduler la flexion des rayons dans le sens proximo-distal et d'avant en arrière, créant une surface hélicoidale.

Les mouvements des membres effectués par la tortue luth lorsqu'elle vient se déplacer au sol sont très fortement marqués par l'adaptation à la vie marine. En effet, les membres obéissent a une coordination identique au sol et lors de la nage, c'est à dire un effacement de l'intervention diagonale des membres telle qu'elle est connue chez les Tétrapodes terrestres, au profit de mouvements simultanés des membres antérieurs, et ensuite des membres postérieurs. Il est toutefois remarquable que, malgré cette spécialisation, la synchronisation des membres postérieurs disparaît lors du phénomène de creusement, ce qui suppose à cet instant la réactivation de schémas anciens neuro-musculaires.

(JPG, SR)
Muséum National d'Histoire Naturelle
Laboratoire d'Anatomie Comparée
55, rue Buffon, 75005 Paris, France

(JL)
Muséum National d'Histoire Naturelle
Laboratoire de Zoologie:
Amphibiens et Reptiles
25, rue Buffon, 75005 Paris, France

## REFERENCES

Deraniyagala P. E. P. 1939. The tetrapod reptiles of Ceylon, vol. **1**: Testudinates and crocodilians. Ceylon Journal of Science, Colombo, pp. 37—102.

Deraniyagala P. E. P. 1953. A colored atlas of some vertebrates from Ceylon, vol. **2**: Tetrapod *Reptilia*. Ceylon National Museum Publications, Colombo, pp. 7—12.

Fretey J. 1981. Tortues marines de Guyane. Collection „Nature vraie", éd. du Léopard d'or, Paris, 136 pp.

## STRESZCZENIE

Niniejsza praca, oparta na analizie zdjęć filmowych nakręconych w Gujanie Francuskiej, omawia mechanizmy ruchowe żółwia morskiego (*Dermochelys coriacea*) podczas wychodzenia na ląd w okresie lęgowym. Przemieszczanie się po lądzie odbywa się według tego samego wzorca co pływanie w wodzie — odpychanie się od podłoża za pomocą obu przednich, a następnie obu tylnych odnóży. Zupełnie odmienna jest praca odnóży podczas wykopywania i zasypywania gniazda. W trakcie kopania gniazda każde z tylnych odnóży wykonuje naprzemiennie złożony cykl ruchowy, wwiercając się śrubowato w podłoże i następnie odrzucając piasek na zewnątrz. Przy zasypywaniu gniazda tylne odnóża przyjmują położenie poprzeczne do długiej osi ciała, na przemian kurcząc się i rozciągając, przy czym czynności te są posiłkowane przez rotację tułowia wokół jego osi pionowej. Powyższe mechanizmy wiążą się z charakterystycznymi cechami budowy żółwia skórzastego, szczególnie z elastycznym połączeniem kręgosłupa z kośćmi biodrowymi i miękkim pancerzem.

Edited by Dr. Z. Szyndlar

## STRESZCZENIE

Niniejsza praca, oparta na analizie zdjęć filmowych nakręconych w Gujanie Francuskiej, omawia mechanizmy ruchowe żółwia morskiego (*Dermochelys coriacea*) podczas wychodzenia na ląd w okresie lęgowym. Przemieszczanie się po lądzie odbywa się według tego samego wzorca co pływanie w wodzie — odpychanie się od podłoża za pomocą płetw przednich, a następnie obu tylnych odnóży. Zupełnie odmienna jest praca odnóży podczas wykopywania i zasypywania gniazda. W trakcie kopania gniazda każde z tylnych odnóży wykonuje naprzemiennie złożony cykl ruchowy, w którym wgłębia się stopą w podłoże i następnie odrzucając piasek na zewnątrz. Przy zasypywaniu gniazda tylne odnóża przyjmują położenie poprzeczne do długiej osi ciała, na przemian kurcząc się i rozciągając, przy czym możliwości te są poszerzone przez rotacje tułowia wokół jego osi podłużnej. Powyższe mechanizmy wiążą się z charakterystycznymi cechami budowy żółwia skórzastego, szczególnie z elastycznym połączeniem miednicy z kośćmi biodrowymi i miękkim pancerzem.

Edited by Dr. Z. Szyndlar